

## Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae).

### 2. Étude de la variation génétique et de sa traduction phénotypique

R. HAÏCOUR

**Résumé :** La première partie de ce travail (Étude du polymorphisme de l'entité *P. urinaria* et premier essai de classification) a été publiée dans le Bulletin du Muséum, section B, Adansonia 6 (1) : 63-74 (1984). Dans cette 2<sup>e</sup> partie, l'auteur envisage la variation génétique et sa traduction phénotypique. Le résumé détaillé de l'ensemble de cette étude figure au début de la première partie.

**Summary :** The first instalment of these contributions (an account of the polymorphism of *P. urinaria* in its broad sense and a first attempt of an infraspecific classification) has been published in this periodical (Bulletin du Muséum, section B, Adansonia 6 (1) : 63-74, 1984). In this second instalment, the author considers the genetic variation and its bearings on the phenotype. A more extensive summary on the whole complex of the problems involved has been published as an introduction of the first instalment of these contributions.

Robert Haïcour, Université Paris-Sud, Laboratoire de Botanique II, Bat. 360, 91405 Orsay Cedex, France.

La morphologie traduit, en général, extérieurement la constitution intime de l'être, mais quelle que soit son importance, l'analyse phénotypique est insuffisante. On ne peut pas comprendre, au vu des caractéristiques morphologiques des divers organes des portions végétatives ou reproductrices, les rapports génétiques existant entre les différentes populations que nous avons pu décrire.

Aussi, cette première étape cytomorphologique sur laquelle est obligé de s'appuyer le systématicien étant franchie, elle en appelle une seconde, consacrée aux aspects d'ordre génétique touchant les éventuelles relations entre les unités identifiées.

Pour réaliser cette étude génétique, un vaste programme d'hybridation a été effectué en s'appuyant sur notre premier essai de classification (HAÏCOUR, 1984). Celui-ci, en effet, nous a amené à distinguer dans l'ensemble des taxons<sup>1</sup> constituant l'entité *P. urinaria* deux sous-ensembles (ou lignées) les Radiaires (R) et les Spiralés (S), caractérisés par l'ornementation de la graine (forme du hile et disposition des côtes sur les faces latérales). Dans

1. Le terme de taxon est appliqué à toute population dont les individus présentent des caractères morphologiques ou caryologiques, permettant de la distinguer d'une autre.

chacun d'entre eux, l'existence de taxons à 50 et 100 chromosomes nous a conduit en définitive à la reconnaissance de 4 unités systématiques distinctes (50 S, 50 R, 100 S et 100 R). Ceci nous permettra en outre de voir si la classification à laquelle nous étions parvenu dans un premier temps correspond à une réalité génétique.

## I. ÉTUDE GÉNÉTIQUE : RÉSULTATS DES CROISEMENTS ET ANALYSE DES BARRIÈRES DE REPRODUCTION

### A. AFFINITÉS DES INDIVIDUS APPARTENANT À UNE MÊME POPULATION

Nous avons énoncé que l'homogénéité intra-population dérivait du mode de constitution des populations à partir d'un stock génétique en fait assez restreint (BANCILHON-ROSSIGNOL, ROSSIGNOL, HAÏCOUR & MONNIAUX, 1978). Afin de mieux connaître le déterminisme de cette homogénéité, nous avons réalisé à Orsay des autofécondations et des croisements entre individus d'une même population.

Nous avons procédé de la manière suivante : on multiplie végétativement 2 plantes A et B prises au hasard dans une population. Lorsque les boutures de A et de B sont suffisamment développées, on porte le pollen d'une plante A sur ses propres fleurs ♀ ; ce qui conduit à la descendance A'. On opère de la même manière sur une bouture B ; ce qui conduit à la descendance B'. D'autre part on réalise les croisements réciproques  $A \times B$  et  $B \times A$ , qui fournissent respectivement la descendance A' B' et B' A'. Les résultats de ces expérimentations montrent, tout au moins au niveau de précision auquel nous avons travaillé, qu'on ne peut pas différencier les 4 descendance A', B', A'B' et B'A'.

Toutes les plantes ainsi obtenues sont fertiles. Elles reproduisent dans tous les cas la structure morphologique des individus de départ.

Nos essais ayant été réalisés dans des conditions écologiques contrôlées la grande ressemblance des individus constituant une population ne peut découler d'une simple convergence de forme, ou d'une écomorphose de tous les individus d'une population. Cette homogénéité est donc effectivement liée au mode de reproduction de ces plantes. Elle résulte, comme nous l'avons déjà signalé à l'occasion du mode de constitution des populations, d'autofécondations et (ou) de croisements consanguins répétés.

Quoi qu'il en soit, les individus d'une même population ont des liens de parenté très importants et donc une distance génétique très faible.

Néanmoins nous avons toujours observé dans les descendance A', B', A'B', B'A', ci-dessus décrites, une certaine proportion de graines non viables. La fréquence de ces « ratés » issus d'autofécondations varie, selon les populations considérées, de 5 à 50 % ; l'amplitude de cette variation est beaucoup plus faible lorsqu'il s'agit de croisements ou d'autofécondations au sein d'une même population.

### B. ANALYSE DES AFFINITÉS ENTRE TAXONS D'UNE MÊME UNITÉ 50 S, 50 R, 100 S OU 100 R

Comme dans chacune de ces unités précédemment définies, les diverses populations sont plus ressemblantes entre elles qu'elles ne ressemblent à d'autres, nous avons voulu

détecter, l'intensité de leur éventuel lien de parenté en réalisant une série de croisements (annexes 1 et 1', 3 et 3', 5 et 5', 7 et 7').

On peut observer deux types de comportements selon les unités auxquelles on s'adresse.

### 1. Cas des 50 S, 100 S, 100 R.

Bien que la morphologie des divers éléments dans chacune de ces unités soit assez voisine, il existe néanmoins des différences permettant de les identifier : taille des feuilles, longueur des axes, couleur du feuillage, floraison plus ou moins exubérante, intensité de la ramification etc...

Les plantes sont interfécondes et leur descendance est fertile. Il y a donc à l'intérieur de ces unités des échanges génétiques possibles ; ceux-ci doivent l'être d'autant plus que les populations sont sympatriques. Cette réflexion doit être soumise à la critique. Elle nécessite d'une part d'être vérifiée par une meilleure étude des populations naturelles, avec un important échantillonnage dans une zone de contact de 2 populations appartenant à une même unité. D'autre part, on observe des incompatibilités entre taxons allant du simple refus de nouaison, jusqu'à la formation de graines non viables, dont le taux peut dépasser 90 % et peut varier selon le sens des croisements (annexe 5). Néanmoins, dans ces cas, on peut expérimentalement obtenir des hybrides. Ceux-ci ressemblent à leurs parents qui sont eux-mêmes, nous l'avons dit, le plus souvent morphologiquement peu différents. Il n'en reste pas moins vrai, quelle que soit l'homogénéité observée, qu'il existe une certaine hétérogénéité génétique. L'hybridation conduit à de nouvelles combinaisons qui, jointes aux mutations, peuvent aboutir, dans un certain nombre de cas, à l'établissement d'un meilleur rapport de la plante avec son milieu. Tout en conservant les caractéristiques morphologiques globales, ces modifications génétiques assurent une micro-évolution qui permet à l'espèce de se diversifier peu à peu, ou de se maintenir dans un biotope lors des petites variations écologiques, et probablement de conquérir de nouvelles stations dans la limite des possibilités d'expression du nouveau génotype.

### 2. Cas des 50 R.

L'analyse de l'unité 50 R dont le comportement est différent par certains traits, de celles étudiées précédemment apporte de nombreux enseignements.

Nous avons déjà signalé, dans un article antérieur (NOZERAN, BANCILHON-ROSSIGNOL, & HAÏCOUR, 1978), son hétérogénéité phénotypique. Elle est en réalité constituée de 2 groupes de taxons. Le premier, que nous appelons 50 R<sub>1</sub>, regroupe des populations asiatiques et « introduites » dans d'autres régions intertropicales du monde. Ces plantes ont un port dressé, des fruits mamelonnés et des graines à 2-4 fovéoles. Le second, 50 R<sub>2</sub>, rassemble les populations asiatiques P<sub>6</sub>, 153 A et B, dont les individus ont un port sub-horizontale caractéristique ainsi que des fruits et graines dépourvus d'ornementation à relief marqué.

#### a) Affinités entre les diverses populations 50 R<sub>1</sub>.

Les populations asiatiques de ce groupe (P<sub>2</sub>, P<sub>11</sub>', P<sub>14</sub>) présentent entre elles des différences assez importantes. P<sub>2</sub> se distingue particulièrement par la grande taille de son axe

orthotrope principal, et celle de ses feuilles, par la longueur de ses entre-nœuds, et par une ramification peu importante.

Les populations « introduites » se distinguent entre elles essentiellement par la taille et le nombre des feuilles sur les rameaux plagiotropes, par la longueur de l'entre-nœud des RP ainsi que par la présence ou l'absence d'anthocyanes.

Toutes les populations « introduites » et asiatiques de ce groupe sont interfertiles et mènent à des hybrides eux-mêmes fertiles. Lors des croisements, il apparaît cependant des barrières reproductives que nous avons particulièrement étudiées, à l'intérieur de cette unité (HAÏCOUR, ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M., 1984). Leur intensité varie suivant les génotypes mis en présence, mais également, suivant le sens du croisement.

Ces barrières se manifestent dans le sens femelle-mâle, par des blocages de l'embryon (annexes 1 et 1'). Cet effet d'origine maternelle traduit l'incompatibilité plus ou moins importante des génômes ♂ et ♀, et semble d'autant plus accentué que les distances génétiques séparant les populations mises en jeu sont importantes.

b) *Affinités entre les diverses populations 50 R<sub>2</sub>.*

Les populations P<sub>6</sub>, 153 A et B sont très ressemblantes ; P<sub>6</sub> est un peu plus ramifié que les autres, ses entre-nœuds sont un peu plus courts que chez 153 A et B. Ces différentes populations sont parfaitement interfécondes, leur descendance hybride est fertile et morphologiquement identique aux parents. Les barrières de fécondité sont pratiquement inexistantes, ce qui implique une très grande parenté entre ces populations.

c) *Affinités entre taxons 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub>.*

Les croisements réalisés entre plantes appartenant aux groupes 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub> mènent le plus souvent à une descendance hybride. Dans la majorité des cas, ces hybrides sont plus vigoureux que les parents et fertiles. Les croisements réciproques (50 R<sub>1</sub> × 50 R<sub>2</sub>) ne donnent alors pas de réponses équivalentes (Tableau 1).

— Croisements ♀ 50 R<sub>1</sub> × ♂ 50 R<sub>2</sub>.

Lorsque c'est un individu 50 R<sub>1</sub> (à l'exception de P<sub>2</sub>) qui est utilisé comme femelle, les hybrides obtenus sont fertiles. Ils ont un port sub-horizontale assez net et sont vigoureux. Les fruits et les graines sont de type maternel. Il y a donc dans l'unité 50 R des échanges possibles entre individus morphologiquement différents. Cependant si on utilise P<sub>2</sub> comme ♀, les hybrides n'évoluent pas au-delà du stade rosette. On observe au niveau de leur méristème radical un très faible taux de divisions cellulaires qui conduit à un arrêt de la croissance. Ce taxon P<sub>2</sub>, remarquable parmi les 50 R asiatiques par la grande taille de ses feuilles, présente donc une distance génétique vis à vis des 50 R<sub>2</sub> plus grande que les autres populations du groupe des 50 R<sub>1</sub>, puisqu'il ne mène pas à des hybrides fertiles.

— Croisements ♀ 50 R<sub>2</sub> × ♂ 50 R<sub>1</sub>.

Lorsque la plante utilisée comme femelle provient du groupe 50 R<sub>2</sub>, les hybrides quand ils peuvent se développer, présentent un caractère morphologique qui n'existe pas chez les parents. La 1<sup>re</sup> feuille de chaque RP est déjetée vers l'axe orthotrope. Ces hybrides sont fertiles et portent des fruits de type rugueux et des graines pourvues de fovéoles. Ces caractères apportés par le parent ♂ sont donc dominants par rapport à ceux de 50 R<sub>2</sub>.

TABLEAU 1 : Résultats des confrontations à l'intérieur d'un groupe ou entre différents groupes de taxons composant l'espèce *Phyllanthus urinaria*.

♂ / ♀	50 S	100 S	100 R (P <sub>1</sub> - P <sub>16</sub> ' )	50 R <sub>1</sub>		50 R <sub>2</sub> P <sub>6</sub> - 153 A <sub>2</sub> et B
				P <sub>2</sub>	P <sub>11</sub> ' P <sub>14</sub> P <sub>15</sub> + introduits	
50 S	H fertiles	O	H stériles pollen mal formé	* O ou H (rares) pollen mal formé	O	H nombreux bloqués 2 cotyl. + 1 H port rampant et feuille déjetée
100 S	O	H fertiles	O	O	O	O
100 R (P <sub>1</sub> - P <sub>16</sub> ' )	H nombreux - stériles 75 chromosomes pollen mal formé	O	H fertiles	O	O	O
50 R <sub>1</sub> {	P <sub>2</sub>	O	O	AF fertiles	H	H bloqués - rosette 1er ou 2ème RP étalé
	P <sub>11</sub> ' P <sub>14</sub> P <sub>15</sub> +introduits	O	O	H	H fertiles	* H à feuille déjetée ou bloqués 2 cotylédons
	50 R <sub>2</sub>	H nombreux - bloqués 2 cotylédons	O	O	H bloqués - rosette	H rampants fertiles

\* : Réponses non homogènes lors des croisements  
H : Obtention d'hybrides viables  
O : Croisement n'aboutissant pas à un individu hybride viable  
AF : Autofécondation  
S : Spirale R : Radiaire

En outre, l'effet d'hétérosis observé chez ces hybrides est plus visible que chez ceux résultant du croisement inverse. Il se manifeste en particulier par une surface assimilatrice plus importante que chez les parents (HAÏCOUR & MONTFORT, 1983) et varie en fonction de l'origine géographique de la population 50 R<sub>1</sub> utilisée. Il est plus marqué lorsque le pollen provient d'une population américaine ou africaine, que lorsqu'il provient d'une population asiatique. A l'éloignement géographique correspond donc un éloignement génétique qui se manifeste dans le cas présent par des phénomènes d'hétérosis importants.

Les résultats des back cross (HAÏCOUR & MONTFORT, 1983) effectués entre hybrides (50 R<sub>2</sub> ♀ — 50 R<sub>1</sub> ♂) et parent 50 R<sub>1</sub> ♂ qui amènent dans la plupart des cas des formes tératologiques, confirment l'éloignement génétique relatif des groupes 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub>. On arrive à la même conclusion lorsqu'on étudie les résultats des croisements (P<sub>6</sub> ♀ × P<sub>2</sub> ♂) ou (P<sub>6</sub> ♀ × P<sub>11</sub>, ♂). En effet, les hybrides obtenus dans ces cas sont le plus souvent bloqués à différents stades de leur morphogenèse (2 cotylédons étalés ou stade rosette) (annexes 1 et 1').

De plus les croisements (P<sub>6</sub> ♀ × P<sub>11</sub>, ♂) qui donnent des hybrides généralement bloqués au stade 2 cotylédons étalés, et (153 B ♀ × P<sub>11</sub>, ♂) qui donnent de beaux hybrides vigoureux, montrent bien que, malgré leur forte ressemblance morphologique, les 2 populations P<sub>6</sub> et 153 B sont génétiquement différentes.

En outre, certains croisements entre les 2 groupes de 50 R permettent de préciser qu'il n'y a pas, tout au moins dans ces cas précis, de phénomène d'apomixie (HAÏCOUR, 1983). En effet, lors des croisements P<sub>6</sub> ♀ × 55 A ♂ (annexes 1 et 1') on ne trouve, dans la F<sub>1</sub>, que des formes hybrides dont la morphologie est très distincte de celle des parents.

### 3. Enseignements apportés par l'analyse de chaque unité systématique.

A l'intérieur des 50 S, 50 R, 100 S et 100 R les populations sont en général infertiles et sont donc génétiquement proches.

Dans le cas des 50 R, cependant, les résultats des croisements reflètent l'hétérogénéité de cette unité qui apparaît dès lors effectivement constituée de 2 groupes 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub> comme nous l'avions déjà noté lors de l'étude morphologique. Généralement, la proximité génétique des taxons d'une même unité est telle que les hybrides ne présentent pas d'effet d'hétérosis.

Cependant, au fur et à mesure que la distance génétique entre taxons s'accroît, on peut passer par une étape où les différents génotypes sont encore génétiquement assez voisins pour que des échanges existent à l'occasion de croisements, et conduisent à des hybrides fertiles, mais déjà suffisamment éloignés pour que ces hybrides soient très vigoureux. C'est ce que l'on observe lors des croisements mettant en jeu un 50 R<sub>2</sub> et certains 50 R<sub>1</sub>. Ce fait révèle que la diversification dans l'unité 50 R est déjà en cours de réalisation.

On peut remarquer aussi, à ce niveau, que les différentes populations africaines et américaines sont interfertiles de même que leur descendance, donc encore génétiquement peu éloignées, ce qui suppose que la dérive de ces taxons s'est effectuée de manière parallèle sur chacun de ces continents, ou que leur introduction est relativement récente.

Dans chaque unité, il existe des barrières reproductives d'intensité variable qui jouent un rôle majeur dans la diversification de l'espèce *P. urinaria*, puisqu'elles tendent à isoler

des génotypes qui vont ensuite évoluer de manière indépendante (GUINOCHET, 1973 ; AYALA, 1982).

Ces incompatibilités sont traduites par des mécanismes d'isolement reproductif post-zygotiques qui sont de deux types :

— Dans le premier type, observable quel que soit le sens du croisement  $\overleftrightarrow{\sigma \times \text{♀}}$ , l'importance de l'incompatibilité présente un gradient : ou bien les plantes hybrides ont un développement complet mais présentent une fertilité réduite (dépression hybride : faible taux de nouaison), ou bien les plantes hybrides n'atteignent pas la maturité sexuelle parce que leur développement est arrêté à différents stades : deux cotylédons étalés, rosette de feuilles, 1<sup>er</sup> ou 2<sup>e</sup> rameau plagiotrope étalé.

— Dans le second type les incompatibilités sont observées uniquement dans le sens femelle-mâle ( $\overrightarrow{\text{♀} \times \sigma}$ ). Elle se traduisent par un arrêt de l'embryogenèse à un stade plus ou moins avancé, avec parfois lyse des tissus à l'intérieur de la graine. Ces effets d'origine maternelle, en éliminant l'intervention de certains génotypes mâles, agissent donc comme un crible naturel jouant un rôle coup de frein, dans l'action « pulvérisante » des processus de la microévolution. Par le contrôle qu'ils instaurent, ils limitent à la fois l'étendue et la rapidité des changements au niveau de l'information génétique du groupe, ce qui entraîne une évolution lente et progressive.

### C. AFFINITÉS ENTRE TAXONS APPARTENANT À DES UNITÉS DIFFÉRENTES

Connaissant la structure de chacune des quatre unités (50 S, 50 R, 100 S, 100 R), nous avons cherché à déterminer quels étaient les mécanismes qui permettaient le maintien d'un tel polymorphisme, en réalisant des croisements entre individus appartenant à des unités différentes.

#### 1. Confrontations entre taxons R et S ayant le même nombre de chromosomes.

##### a) Croisements entre diploïdes R et S (annexes 2, 2' et 4, 4').

A la suite des croisements  $50 R \times 50 S$ , on peut observer de nombreux hybrides dont la croissance est le plus souvent stoppée au stade 2 cotylédons étalés quand le parent 50 R appartient au groupe 50 R<sub>2</sub>. Lorsqu'il est du groupe 50 R<sub>1</sub>, les croisements ne donnent pas de descendants, sauf dans de très rares cas où P<sub>2</sub> est utilisé comme ♀. Ces hybrides ne portent jamais de fruits, leur pollen est très déformé et sont donc vraisemblablement stériles.

On peut tirer de ces résultats 2 enseignements :

Tout d'abord, il n'existe entre diploïdes Radiaires et Spirales que des possibilités d'échanges extrêmement réduits. Ces deux sous-ensembles sont donc séparés par une barrière reproductrice importante.

Ensuite, la distance génétique existant entre 50 R et 50 S n'est pas uniforme pour tous les taxons, ce qui implique que chacun d'entre eux a subi une dérive génétique propre, qui peut l'amener à se différencier sensiblement au sein d'une unité (P<sub>2</sub> par exemple).

Enfin, les résultats de ces croisements confirment l'hétérogénéité du groupe 50 R puisque les réponses fournies par les taxons 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub> lors des croisements ne sont pas identiques.

b) *Croisements entre tétraploïdes R et S* (annexes 6, 8 et 8').

Lorsqu'on croise des 100 R avec des 100 S, on peut obtenir des fruits et des graines mais ces dernières sont vides. Ceci marque l'existence d'une barrière reproductive très importante qui disjoint ces deux unités. Cette constatation implique que la distance génétique entre les taxons R et S varie en fonction du degré de ploïdie des taxons considérés. Dans le cas présent, cette distance est plus importante entre tétraploïdes R et S qu'entre diploïdes R et S.

**2. Confrontations entre taxons R et S ayant des nombres de chromosomes différents.**

A l'issue des croisements réciproques 50 S  $\times$  100 R (annexes 4 et 4', 8 et 8') on trouve curieusement des hybrides. Ces plantes sont relativement plus vigoureuses que leurs parents. Elles sont très ramifiées et morphologiquement très semblables entre elles. La barrière reproductive apparaît lors de la floraison. En effet, ces plantes qui possèdent 75 chromosomes portent des fleurs stériles. Leur pollen est toujours très mal formé. Les unités 50 S et 100 R sont donc incapables de donner une descendance hybride fertile. De tels phénomènes ne sont pas rares dans le monde végétal, la méiose des individus triploïdes étant forcément très perturbée.

Les croisements réciproques 50 R  $\times$  100 S (annexes 2 et 2', 6) ne conduisent jamais à des hybrides. Dans le cas où c'est un individu 100 S qui est utilisé comme femelle, l'incompatibilité vis-à-vis des 50 R se manifeste très tôt par un faible taux de nouaison, et par la chute précoce des fruits éventuellement formés.

Ces résultats confirment donc que les sous-ensembles (ou lignées) R et S sont séparés par des barrières reproductives qui apparaissent plus ou moins tardivement selon les éléments mis en jeu, interdisant actuellement la réalisation d'un hybride RS fertile.

**3. Confrontations entre diploïdes et tétraploïdes d'un même sous-ensemble R ou S** (annexes 2 et 2', 4 et 4', 6, 8 et 8').

Les croisements réciproques 50 S  $\times$  100 S et 50 R  $\times$  100 R ne donnent jamais d'hybrides viables.

Si on considère que dans chaque lignée R ou S les taxons à 100 chromosomes dérivent de taxons à 50 chromosomes (DE WER, 1971), on constate que cette évolution s'accompagne de la mise en place de barrières de reproduction très strictes qui interdisent tout échange génétique entre diploïdes et tétraploïdes d'un même sous-ensemble.

**D. CONCLUSIONS RÉSULTANT DE L'ÉTUDE GÉNÉTIQUE**

Les différents éléments composant l'espèce *P. urinaria* ne sont pas tous interfertiles. Nous avons détecté de nombreuses barrières reproductives, d'importance variable, que nous avons considérées comme des marques d'éloignement génétique entre taxons. Les plus importantes ont été trouvées entre les unités 50 S, 50 R, 100 S, 100 R. En effet, le hiatus sexuel existant entre deux quelconques de ces unités, qui se manifeste plus ou moins tardivement selon les génotypes mis en présence lors des confrontations, ne permet jamais la réalisation d'un hybride fertile (Tableau 1).



Dans ces conditions, chaque unité peut être assimilée à une espèce telle que la définit SIMPSON (1961) c'est-à-dire, à un ensemble de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, ensemble sexuellement isolé des autres groupes similaires.

Dans les unités 50 S, 100 S, 100 R, les divers taxons sont interféconds ce qui est en accord parfait avec la définition classique de l'espèce. Dans les 50 R, on distingue 2 groupes 50 R<sub>1</sub> et 50 R<sub>2</sub>, morphologiquement distincts, entre lesquels il existe déjà un certain éloignement génétique. Il est probable que la distance génétique qui les sépare ira en s'accroissant, et on aboutira à l'isolement sexuel total de ces deux groupes. Cette évolution est déjà très engagée puisque certains taxons présentent entre eux de fortes barrières d'incompatibilité.

On constate, d'autre part, que l'évolution qui conduit aux phénotypes R ou S, 50 ou 100 s'accompagne toujours de la mise en place d'une barrière reproductive importante permettant aux entités ainsi définies d'évoluer indépendamment les unes des autres (GUINOCHET, 1973 ; AYALA, 1982).

Il n'en est pas de même à l'intérieur de chaque unité. Les modifications génétiques qui conduisent à la création de morphotypes, en général assez ressemblants, ne sont pas corrélées à la mise en place d'obstacles sexuels insurmontables. La confrontation de ces taxons mène en général à un hybride fertile. Ceci permet la réalisation de nouvelles combinaisons génétiques ménageant ainsi d'importantes possibilités d'évolution pour ces plantes.

Enfin, à l'intérieur de chaque population, il n'y a pas de hiatus morphologique important. Ceci n'exclut pas l'existence d'éventuelles coupures sexuelles, pouvant être d'ailleurs plus ou moins efficaces, montrant que malgré la forte participation de croisements consanguins et d'autogamie, il peut exister malgré tout, une certaine variabilité génétique entre individus d'une même population (PETIT, 1951 ; LEWONTIN & HUBBY, 1966 ; LEVINS & MAC ARTHUR, 1966 ; SELANDER, 1966 ; DOBZHANSKY, 1970). Cette variabilité ne conduit pas à une différenciation morphologique décelable avec les caractères que nous avons utilisés.

## II. DISCUSSION SUR LES DONNÉES RÉSULTANT DE L'ANALYSE CYTOMORPHOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE

### A. RÉVISION SYSTÉMATIQUE DE LA SECTION *URINARIA* WEBSTER

Les diverses observations morphologiques, ainsi que les résultats des confrontations de taxons que nous avons réalisées, permettent de conclure que l'ensemble des plantes décrites par les auteurs sous le nom de *P. urinaria* constitue en fait un complexe déjà très diversifié, actuellement en cours d'évolution. Le centre d'origine de ces plantes correspond au centre de diversification. Il est clair que les 4 unités systématiques (50 S, 50 R, 100 S, 100 R) précédemment définies à la suite de notre analyse cytomorphologique sont séparées les unes des autres par d'incontestables solutions de continuité (GUINOCHET, 1973). Chaque unité correspond alors à la définition classique et biologique de l'espèce telle que la conçoit BRIQUET (1899-1910), puisqu'elles présentent entre elles une discontinuité morphologique et une discontinuité sexuelle.

Nous avons donc dans cette optique révisé la systématique de la section *Urinaria* Webster (ROSSIGNOL, L., ROSSIGNOL, M., HAÏCOUR & PIQUEPAILLE, 1984).

Pour cet auteur, *P. urinaria* était le type de la section qui comprenait quatre autres espèces ; *P. hookeri* Muell. Arg., *P. arenarius* Beille, *P. benguetensis* C. Robinson et *P. societatis* Muell. Arg. Grâce à notre étude nous pouvons préciser cette classification en élevant au rang de sous-sections actuellement monospécifiques *P. arenarius* Beille et *P. benguetensis* C. Robinson (Fig. 1) ainsi que l'entité *P. urinaria* Webster (sous-section pluri-spécifique). Nous distinguerons dans cette dernière deux lignées : celle des Radiaires et celle des Spirales.

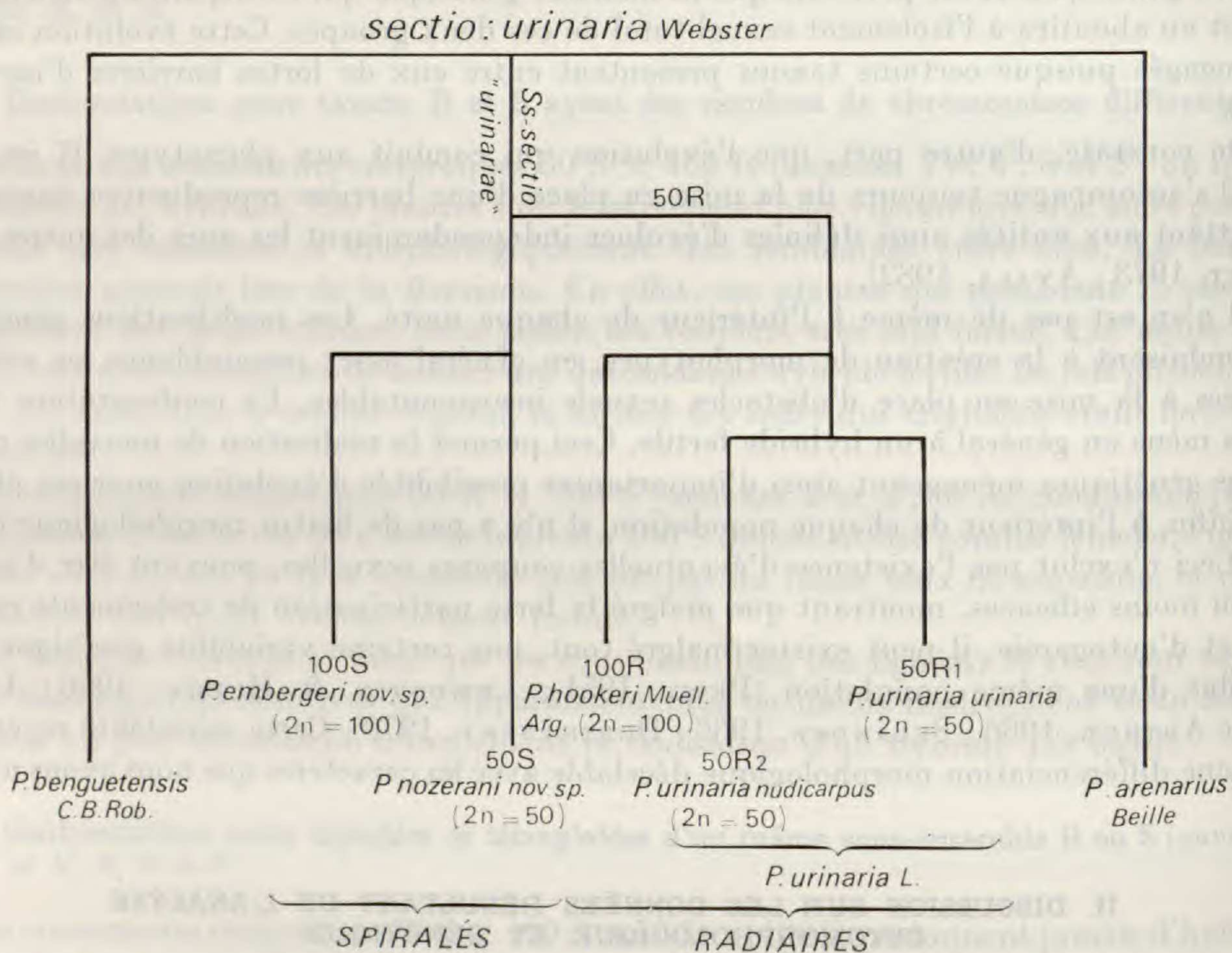


FIG. 1. — Premier schéma de filiation des divers taxons de *Phyllanthus urinaria* étudiés.

Dans la lignée des Radiaires nous avons assimilé l'unité 50 R à une espèce diploïde *P. urinaria* L. comprenant deux sous-espèces, encore génétiquement reliées, *P. urinaria* subsp. *urinaria* (50 R<sub>1</sub>) et *P. urinaria* subsp. *nudicarpus* (50 R<sub>2</sub>).

L'unité 100 R correspond à l'espèce *P. hookeri* (MUELLER, 1863). Quant à l'espèce *P. societatis*, on peut la classer indubitablement dans les Radiaires.

Dans la lignée des Spirales, l'unité 50 S est appelé *P. nozeranii* et l'unité 100 S, *P. embergeri*.

#### B. ANALYSE DE LA FILIATION DES UNITÉS PRÉCÉDEMMENT DÉFINIES

On peut raisonnablement penser que les 50 S représentent le type primitif d'où sont issus par polyploïdisation des 100 S. Les 50 R sont alors considérés comme des mutants

par rapport aux 50 S, ayant acquis des caractères nouveaux. Ces taxons 50 R constituent une branche en pleine évolution qui permet en particulier l'extension de l'espèce hors de son centre d'origine, grâce à une souche faisant partie des 50 R<sub>1</sub> et qui présente un fort pouvoir colonisateur.

Les 100 R sont assimilés à des autopolyploïdes issus de l'unité 50 R (50 R<sub>1</sub> plus précisément). On peut cependant envisager pour la population P<sub>1</sub> (100 R), une origine différente, qui expliquerait la présence simultanée chez elle de caractères R et S (graines de type radiaire, fruit ressemblant à celui des Spirales (MANTON, 1937). Cette population pourrait dériver d'une hypothétique entité 50 RS dont il est possible d'imaginer l'existence éphémère, puisque nous avons réussi dans de très rares cas à obtenir des plantes hybrides mais stériles entre 50 R<sub>1</sub> (population P<sub>2</sub>) et 50 S. Le rétablissement de la fertilité (GRANT, 1971) pourrait être apparu lors du doublement du stock chromosomique 50 RS → 100 RS (allopolyploïdie) (FAVARGER, 1967).

En considérant que 50 S représente le type primitif, l'évolution qui mène au 50 R se manifeste en particulier au niveau du fruit par la présence soit d'un caractère dominant (péricarpe de type rugueux mamelonné), soit d'un caractère récessif (péricarpe lisse). Chez les 50 R<sub>1</sub> le caractère péricarpe lisse n'apparaît que sporadiquement, alors qu'il s'exprime toujours chez les 50 R<sub>2</sub>. A l'intérieur d'une même lignée, lorsqu'on passe d'un diploïde à un tétraploïde, outre la mise en place de barrières de reproduction infranchissables, on observe une atténuation des caractères du fruit et de la graine. On remarque, de plus, qu'il existe chez certains tétraploïdes radiaires une levée partielle de la barrière de reproduction vis-à-vis de certains 50 S. Bien qu'ayant des caractères phénotypiques différents certains 100 R se comportent donc comme des « revertants » vis-à-vis de certains 50 S (HAÏCOUR, ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M., 1984).

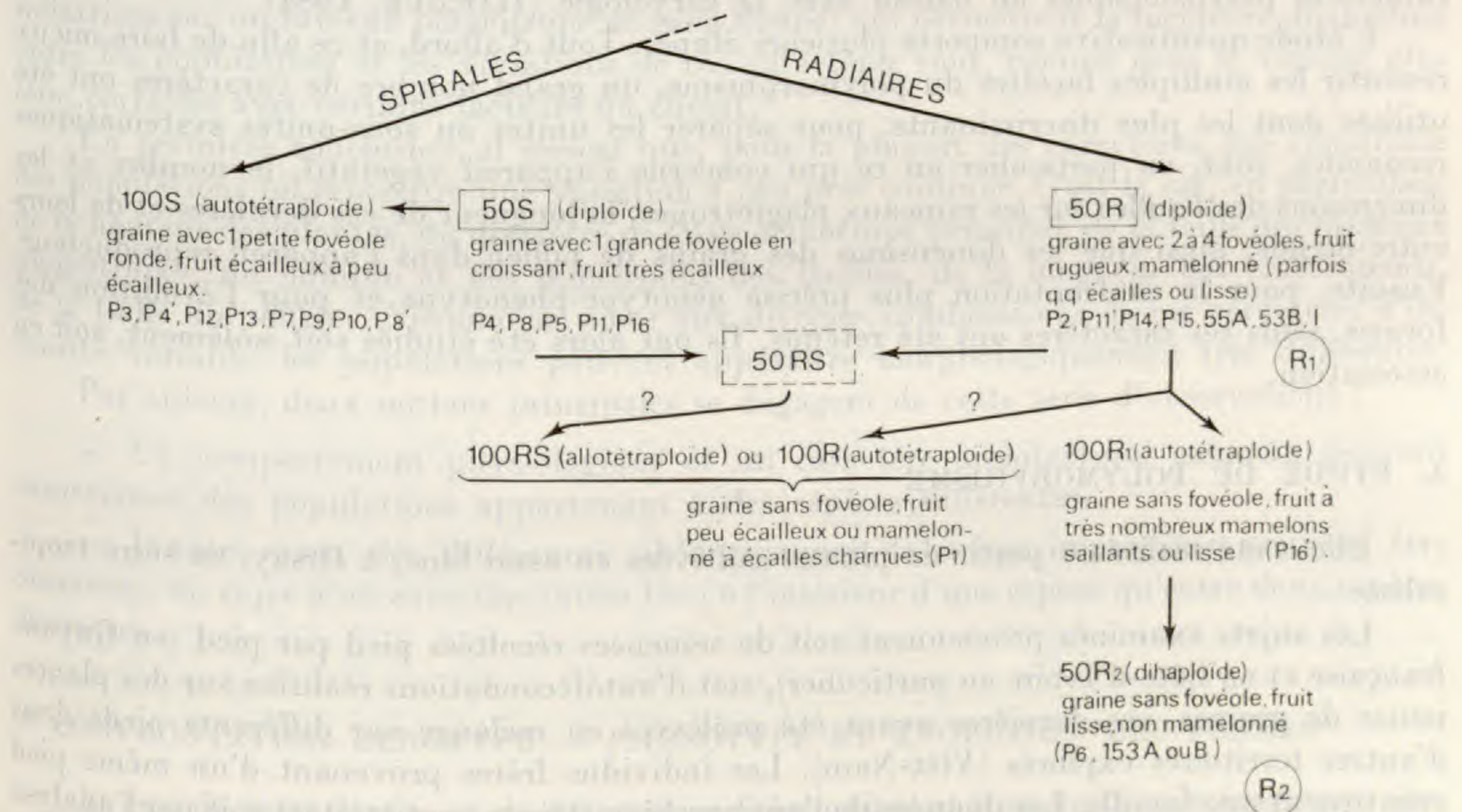


FIG. 2. — Deuxième schéma de filiation des divers taxons de *Phyllanthus urinaria* étudiés.

Enfin l'hétérogénéité relevée à l'intérieur de l'unité 50 R qui se manifeste à tous les niveaux de notre étude pourrait s'expliquer si on considère que les populations du groupe 50 R<sub>2</sub> sont des dihaploïdes issus de certains 100 R (population P<sub>16</sub>, en particulier).

Ils présentent en effet des caractères récessifs : fruits lisses, graines sans fovéole (qui auraient pu apparaître bien entendu par mutation à l'intérieur du groupe 50 R<sub>1</sub>), mais, à cela, s'ajoute la levée partielle de la barrière de reproduction vis-à-vis des diploïdes spirales et la communication à certains de leurs descendants hybrides d'une vigueur plus ou moins importante, caractères que l'on retrouve chez les tétraploïdes d'où ils seraient issus.

Ces nombreuses hypothèses qui nécessitent d'être expérimentalement éprouvées nous ont permis d'établir un schéma de filiation possible et cohérent des différents taxons de *P. urinaria* que nous avons étudiés (Fig. 2).

### III. ANALYSE DU PHÉNOTYPE MOYEN DES UNITÉS SYSTÉMATIQUES

Le but de cette analyse est double. Il s'agit, en premier lieu, de confirmer, par une étude biométrique, la réalité des unités systématiques établies sur la base des résultats précédents. Il est ensuite de comprendre les mécanismes de spéciation, à l'aide d'une étude de l'évolution des formes en fonction du climat.

Dans la première partie de cet article de synthèse, pour distinguer de manière qualitative les divers taxons, nous avons jusqu'à présent utilisé les caractères suivants : port général des plantes, aspect des feuilles, des fleurs, des fruits et des graines, ainsi que certains caractères palynologiques en liaison avec la caryologie (HAÏCOUR, 1984).

L'étude quantitative comporte plusieurs étapes. Tout d'abord, et ce afin de faire mieux ressortir les multiples facettes du polymorphisme, un grand nombre de caractères ont été utilisés dont les plus discriminants, pour séparer les unités ou sous-unités systématiques reconnues, sont, en particulier en ce qui concerne l'appareil végétatif, le nombre et les dimensions des feuilles sur les rameaux plagiotropes, la longueur de ces dernières et de leurs entre-nœuds, ainsi que les dimensions des grains de pollen dans l'appareil reproducteur. Ensuite, pour la confrontation plus précise génotype-phénotype et pour l'évolution des formes, seuls ces caractères ont été retenus. Ils ont alors été étudiés soit isolément, soit en association.

#### A. ÉTUDE DU POLYMORPHISME

Elle a été réalisée à partir de plantes cultivées en essai bloc, à Orsay, en serre tropicalisée.

Les sujets examinés proviennent soit de semences récoltées pied par pied (en Guyane française et en Côte-d'Ivoire en particulier), soit d'autofécondations réalisées sur des plantes issues de graines, ces dernières ayant été prélevées en mélange sur différents pieds dans d'autres territoires explorés (Viêt-Nam). Les individus frères provenant d'un même pied constituent une famille. Les données de l'analyse biométrique sont traitées soit par l'analyse de variance et la comparaison de moyennes, soit par l'analyse multivariée.

### 1. Variabilité intra-population.

Malgré la forte homogénéité morphologique régulièrement constatée dans chaque population, quelle que soit sa provenance géographique, l'analyse statistique permet de détecter une certaine variabilité entre individus d'une même population. Celle-ci se manifeste par exemple lors de l'étude de *Phyllanthus* nord-vietnamiens, par un effet famille (Tableau 2). Cette variation qui est du même ordre de grandeur que celle qui existe entre les individus d'une même famille n'apparaît, le plus souvent, que lorsqu'on opère des regroupements de données, c'est-à-dire lorsqu'on augmente considérablement la puissance de l'outil statistique. De toute évidence, ces variations intra-population sont très nettement inférieures, comme nous allons le voir, à celles relevées entre les populations.

Ces observations montrent donc qu'il doit exister un fort degré d'homozygotie pour les caractères étudiés à l'intérieur de chaque population.

### 2. Variabilité inter-population.

Selon la provenance géographique des différents prélèvements, les populations peuvent être morphologiquement très différentes entre elles (NOZERAN, BANCILHON-ROSSIGNOL & HAÏCOUR, 1978), donc statistiquement distinctes (Tableaux 2 et 3), ou au contraire, très ressemblantes et indiscernables à l'œil nu (BANCILHON-ROSSIGNOL, ROSSIGNOL, HAÏCOUR & MONNIAUX, 1978 ; HAÏCOUR, ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M., 1982).

Cependant, même dans ce dernier cas, la biométrie permet de détecter des différences quantitatives, et de caractériser de manière statistiquement significative les diverses populations. Dans tous les cas, ce sont des caractères foliaires (nombre et taille des feuilles assimilatrices sur un rameau plagiotrope de rang donné) qui permettent la meilleure distinction entre les populations et les variations de ces caractères sont, comme nous le verrons plus loin, corrélées avec certains facteurs du climat.

En première conclusion, il ressort que, pour la plupart des caractères, sur l'ensemble des populations on rencontre une variation à peu près continue. C'est le cas, en particulier, de la hauteur des plantes, du diamètre de l'axe orthotrope principal, de la taille des rameaux plagiotropes, du nombre et des dimensions des feuilles, de la longueur des entre-nœuds, de la taille du pollen... Néanmoins, suite aux diverses combinaisons de ces caractères d'intensité variable, les populations peuvent apparaître morphologiquement très différentes.

Par ailleurs, deux notions principales se dégagent de cette série d'observations :

— Un comportement physiologique et un caractère architectural commun peuvent caractériser des populations appartenant à des espèces différentes.

— D'autre part, des différences phénotypiques de même importance peuvent être observées, au sujet d'un caractère, aussi bien à l'intérieur d'une espèce qu'entre deux espèces distinctes.

## B. CONFRONTATION GÉNOTYPE — PHÉNOTYPE ET ÉVOLUTION DES FORMES

Le but de cette étude est de déterminer si les unités et sous-unités systématiques établies sur la base de l'étude génétique se retrouvent lors de l'examen du phénotype. Autre-

TABLEAU 2 : Résultats de l'analyse de variance portant sur les mesures de 10 caractères étudiés chez 7 populations de *Phyllanthus urinaria* du Viêt-Nam du Nord. (N.S. : pas de différence significative ; \* : différence significative au seuil  $1-\alpha = 0,95$  ; \*\* : *idem*, au seuil  $1-\alpha = 0,99$  ; \*\*\* : *idem*, au seuil  $1-\alpha = 0,999$ ).

CARACTERE	N°	BLOC	ANOVA II		ANOVA III	
			EFFET POPULATION	EFFET FAMILLES DANS LES POPULATIONS	EFFET POPULATION	EFFET FAMILLES DANS LES POPULATIONS
LONGUEUR DE LA 3 <sup>E</sup> F.A. AU 3 <sup>E</sup> R.P.	1	I II III	* * *	N.S. N.S. N.S.	* * *	N.S.
NB. DE F.A. AU 3 <sup>E</sup> R.P.	2	I II III	* * *	N.S. N.S. * *	* * *	* * *
LONGUEUR DE LA 3 <sup>E</sup> F.A. AU 5 <sup>E</sup> R.P.	3	I II III	* * *	N.S. N.S. N.S.	* * *	N.S.
NB. DE F.A. AU 5 <sup>E</sup> R.P.	4	I II III	* * *	N.S. * * * * *	* * *	* * *
LONGUEUR DE LA 3 <sup>E</sup> F.A. AU 7 <sup>E</sup> R.P.	5	I II III	* * *	N.S. N.S. *	* * *	* *
NB. DE F.A. AU 7 <sup>E</sup> R.P.	6	I II III	* * *	N.S. N.S. N.S.	* * *	* * *
DIAMETRE DU R.O. AU DESSUS DU R.P.1	7	I II III	* * *	N.S. N.S. N.S.	* * *	* *
HAUTEUR TOTALE, DES COTYLEDONS A L'APEX, EN FIN D'EXPERIENCE	8	I II III	* * *	* N.S. *	* * *	* * *
NB. D'AXILLAIRES DEMARRES EN FIN D'EXPERIENCE	9	I II III	* * *	N.S. N.S. *	* * *	* *
NOMBRE DE R.P. ETALES EN FIN D'EXPERIENCE	10	I II III	* * * * *	* N.S. *	*	* * *

**TABLEAU 3 : Comparaison de la moyenne de 10 caractères étudiés chez 7 populations du Viêt-Nam du Nord.**  
 (P1 ..... P8b : appellation des diverses populations ; N.S. : pas de différence significative ; \*\*\* : différence significative au seuil  $1-\alpha = 0,999$  ; E.N. : échelle normalisée).

N° DU CARACTERE ETUDIE	Populations	Valeurs	Unité / Note
1	P14, P8b, P6, P1, P1, P2, P3	14.91, 15.67, 15.73, 15.84, 19.55, 20.45, 22.30 0.0, 9.51, 10.26, 11.64, 58.07, 69.34, 100.0	LONGUEUR MOYENNE EN MM DE LA 3 <sup>e</sup> FA AU R.P.3 Echelle Normalisée
2	P6, P1, P8b, P3, P1, P14, P2	11.02, 11.24, 11.67, 11.70, 13.39, 19.11, 20.19 0.0, 2.40, 7.09, 7.42, 25.85, 88.22, 100.0	NB. MOYEN DE FEUILLES AU R.P.3 E.N.
3	P14, P1, P8b, P6, P2, P1, P3	13.03, 13.59, 13.73, 14.48, 17.24, 17.51, 18.54 0.0, 8.53, 12.70, 26.32, 76.41, 81.31, 100.0	LONGUEUR MOYENNE EN MM DE LA 3 <sup>e</sup> FA AU R.P.5 E.N.
4	P8b, P7, P3, P6, P1, P14, P2	14.43, 14.89, 15.63, 16.00, 17.56, 27.35, 29.79 0.0, 2.99, 7.81, 10.22, 20.38, 84.11, 100.0	NB. MOYEN DE FEUILLES AU R.P.5 E.N.
5	P8b, P1, P14, P6, P1, P3, P2	11.47, 11.63, 11.82, 12.52, 14.44, 16.04, 16.50 0.0, 3.18, 6.96, 20.87, 59.05, 90.85, 100.0	LONGUEUR MOYENNE EN MM DE LA 3 <sup>e</sup> FA AU R.P.7 E.N.
6	P8b, P1, P1, P6, P3, P14, P2	15.84, 17.44, 19.28, 20.51, 20.68, 30.50, 32.66 0.0, 9.51, 20.45, 27.76, 28.78, 87.16, 100.0	NB. MOYEN DE FEUILLES AU R.P.7 E.N.
7	P8b, P14, P6, P1, P1, P2, P3	2.17, 2.19, 2.31, 2.52, 2.54, 2.68, 2.94 0.0, 2.60, 18.18, 45.45, 48.05, 66.23, 100.0	Ø DIAMETRE MOYEN DE L'A O PRINCIPAL AU NIVEAU DU R.P.1 E.N.
8	P1, P14, P8b, P1, P3, P6, P2	166.48, 181.44, 202.27, 207.51, 222.61, 266.44, 273.21 0.0, 14.02, 33.53, 38.54, 52.59, 93.66, 100.0	LONGUEUR MOYENNE EN MM DU R.O. PRINCIPAL DES COTYLEDONS A L' APEX E.N.
9	P14, P1, P2, P6, P1, P1, P8b	11.45, 14.04, 14.06, 23.43, 23.54, 27.93, 29.82 0.0, 14.05, 14.16, 48.86, 65.80, 89.71, 100.0	NB. MOYEN D AXILLAIRES DEMARRES EN FIN D' EXPERIENCE E.N.
10	P14, P8b, P1, P3, P6, P1, P2	16.68, 18.82, 19.39, 19.72, 19.80, 20.07, 20.45 0.0, 56.76, 71.88, 80.64, 82.76, 89.92, 100.0	NB. MOYEN DE R.P. ETALES EN FIN D' EXPERIENCE E.N.

ment dit les différences génétiques constatées correspondent-elles à des expressions phénotypiques différentes ?

**1. Étude de l'appareil reproducteur : le pollen.**

Comme nous l'avons déjà énoncé, les dimensions du grain de pollen, telles que les caractérisent VAN DER PLUYM & HIDEUX (1977) et HIDEUX (1977), sont des caractères discriminants. Il s'agit de la relation l/L, l représentant le diamètre équatorial, L la longueur de l'axe polaire. La méthode des ellipses de confiance appliquée à ces mesures est suffisamment efficace pour caractériser les lignées Radiaires et Spirales (sauf chez les tétraploïdes à cause du manque d'observations concernant les Radiaires), pour juger du niveau

de ploïdie (HUBAC, 1972) et de la séparation des espèces (VAN DER PLUM & HIDEUX, 1977a et b) chez les diploïdes.

## 2. Étude de l'appareil végétatif.

### a) *Le nombre moyen de feuilles sur le 7<sup>e</sup> rameau plagiotrope.*

Une analyse statistique basée sur l'analyse de variances et la comparaison des moyennes montre que ce nombre est en général plus élevé chez les Radiaires que chez les Spirales (ROSSIGNOL, L., ROSSIGNOL, M., HAÏCOUR & PIQUEPAILLE, 1984).

Alors que chez les Spirales ce caractère ne permet pas de séparer les tétraploïdes des diploïdes, chez les Radiaires 2 groupes peuvent être isolés : l'un comprenant les 50 R<sub>1</sub>, l'autre les 100 R et les 50 R<sub>2</sub>.

La comparaison du nombre moyen de feuilles d'une part chez 50 R<sub>2</sub> et 100 R, d'autre part chez 50 S semble donc confirmer l'interprétation émise lors de l'étude génétique, selon laquelle *P. urinaria* subsp. *nudicarpus* dériverait d'un 100 R, et semble indiquer également la nature révertante du groupe 50 R<sub>2</sub> + 100 R, vis-à-vis du 50 S.

### b) *Dimensions des feuilles. Relation entre la longueur de la feuille et celle de l'entre-nœud. Relation entre la longueur du rameau plagiotrope et le nombre de feuilles.*

L'analyse discriminante basée sur les dimensions des feuilles (valeur moyenne de la 5<sup>e</sup> et 10<sup>e</sup> feuille du 7<sup>e</sup> rameau plagiotrope) permet également de noter que, pour une longueur de feuille donnée, la largeur est plus faible chez les Radiaires que chez les Spirales. En d'autres termes, les feuilles des Radiaires sont relativement plus étroites que celle des Spirales. Une information supplémentaire est révélée par cette étude : c'est l'existence de sous-unités ou « formes » à l'intérieur des lignées. On constate, en effet, qu'il y en a deux chez les Spirales : une à petites feuilles, une à feuilles moyennes et trois chez les Radiaires : une à petites feuilles, une à feuilles moyennes et une à grandes feuilles.

Ces sous-unités ou « formes » sont confirmées par l'examen de deux relations : celle de la longueur de la feuille assimilatrice du rameau plagiotrope en fonction de la longueur de l'entre-nœud et celle de la longueur du rameau plagiotrope en liaison avec le nombre de ses feuilles assimilatrices. Il ressort, d'autre part, que la longueur de l'entre-nœud est en moyenne plus grande chez les Spirales que chez les Radiaires et que la longueur du rameau plagiotrope est proportionnelle au nombre de ses feuilles. On peut remarquer que la distribution de ce dernier caractère est très étalée chez les Radiaires, en particulier chez ceux dotés de 50 chromosomes, ce qui reflète, une fois de plus, l'hétérogénéité de cette entité. Pour les individus dont les rameaux plagiotropes ont moins de 20 feuilles étalées, la longueur de ces rameaux est en moyenne plus grande chez les Spirales que chez les Radiaires, ceci étant la conséquence de la particularité signalée ci-dessus au sujet de l'entre-nœud. Seuls les Radiaires présentent des rameaux plagiotropes ayant plus de 20 feuilles étalées et dont la longueur est supérieure à 70 mm.

## C. — DISCUSSION

L'analyse des caractères visibles du phénotype corrobore parfaitement les résultats de l'étude génétique et la classification adoptée sur la base des barrières de reproduction.



Elle permet, de plus, d'aller plus loin dans la connaissance de la variabilité à l'intérieur des unités systématiques reconnues (espèces et sous-espèces). Les sous-unités établies se différencient les unes des autres par un certain nombre de caractères associés, en particulier par les dimensions des feuilles du rameau plagiotrope et par la longueur de l'entre-nœud, la longueur du rameau plagiotrope et le nombre de ses feuilles.

L'une de ces sous-unités qui comprend les populations Radiaires à grandes feuilles, en particulier celles « introduites » en Guyane française et en Côte-d'Ivoire, a déjà fait l'objet d'une analyse sur la sélection naturelle des formes par le climat. Il y a, chez ces plantes, un système de régulation aux facteurs climatiques qui se fait, à partir d'une architecture correspondant au minimum d'entropie, par un réajustement de la surface des feuilles des rameaux plagiotropes et de leur nombre. Ce qui est conservé, c'est la surface assimilatrice totale de la plante, ce qui est rectifié c'est la surface foliaire relative du système couplé, feuille—entre-nœud, par l'intermédiaire de la variation des dimensions foliaires, la taille de l'entre-nœud restant pratiquement constante.

Dans la deuxième sous-unité figurent des populations vietnamiennes à feuilles moyennes appartenant aux deux lignées : Radiaires (R) et Spirales (S). Chez elles, il semble exister un deuxième mécanisme chez lequel la rectification de la surface foliaire relative du système couplé feuille—entre-nœud se fait par l'intermédiaire de la longueur de l'entre-nœud qui seule varie, les dimensions de la feuille restant à peu près constantes. A un long entre-nœud, correspond une petite surface foliaire relative et vice versa.

Dans ce cas, comme dans le cas précédent, il y a conservation de la surface assimilatrice totale de la plante.

La troisième sous-unité est également constituée de populations vietnamiennes Radiaires et Spirales. Ce sont des taxons à petites feuilles qui paraissent dépourvus de système régulateur. En effet, lorsqu'ils ne sont pas placés dans leurs conditions habituelles d'existence, les individus qui les composent deviennent plus ou moins chétifs : il y a alors diminution à la fois de leur taille, de celle des entre-nœuds et de celle des feuilles sur les rameaux plagiotropes. Ce sont les populations les plus sensibles aux variations écologiques du milieu, ce qui expliquerait en partie leur absence hors des limites du centre d'origine. A l'inverse c'est probablement grâce à leur système de régulation particulièrement perfectionné et efficace que certaines populations de la sous-espèce 50 R<sub>1</sub> ont pu migrer loin du centre d'origine et coloniser diverses contrées en particulier d'Amérique et d'Afrique.

#### IV. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La plasticité morphologique et écologique du *P. urinaria* L. est un exemple de diffusion adaptative au même titre que celle citée par KÜPFER (1981) au sujet du *Jasione crispa* (Pourret) Samp. largement représentée dans le domaine ibéro-maghrébin.

Dans cette étude, l'auteur posait la question de savoir « si le polymorphisme et la souplesse écologique sont concomitants ou indépendants de la polyploïdie ou en d'autres termes, si la polyploïdisation était un mécanisme propre à accélérer la spéciation. D'après lui, et si l'on se réfère aux caractères très tranchés des taxons diploïdes, « l'essentiel du gradient morphologique est déjà réalisé au niveau diploïde ».

Tout en confirmant cette opinion, notre étude donne des éléments de réponse à deux autres questions.

1) *Le mécanisme de spéciation a-t-il été le même aux différents niveaux taxonomiques (lignées, espèces, sous-espèces, races) ?*

Il nous semble évident qu'au niveau infraspécifique, ce sont des phénomènes lents et progressifs qui assurent la transformation du pool génique commun (DOBZHANSKY, 1932, 1970 ; SIMPSON, 1944).

Pour qu'une espèce se crée il est nécessaire que le flux génique qui connecte les différents individus soit interrompu (MAYR, 1963 ; AYALA, 1982). Il peut s'agir :

— Soit d'une barrière physique qui isole une population ou un ensemble de populations. C'est le cas actuellement pour celles de Guyane et de Côte-d'Ivoire (diploïdes 50 R<sub>1</sub> de la race à grandes feuilles), du Venezuela et du Congo (diploïdes 50 R<sub>1</sub> de la race à feuilles moyennes). La forme du Congo se distingue par une divergence concernant la longueur des entre-nœuds des rameaux plagiotropes, lesquels sont excessivement petits pour le nombre de feuilles.

— Soit d'un isolement sexuel. Une forme de spéciation rapide (LEWONTIN, 1974 ; WHITE, 1978) ou spéciation saltatrice (GUINOCHET, 1973 ; AYALA, 1982), peut intervenir en effet lors d'un changement du niveau de ploïdie. Dans ce cas l'isolement n'est pas réalisé par une barrière physique mais par une barrière de reproduction.

Une autre forme de spéciation a des conséquences brutales, se traduisant par un changement de tendance évolutive. Ce sont par exemple les différences constatées entre les deux lignées Radiaires et Spirales. On passe d'un type d'architecture à un autre, correspondant, très certainement, à un changement de physiologie : plantes dont les rameaux plagiotropes ont des entre-nœuds relativement grands et un petit nombre de feuilles ovales-arrondies chez les Spirales, cédant la place, dans la phase « colonisatrice » de l'espèce collective, à des plantes dont les rameaux plagiotropes ont des entre-nœuds relativement courts et un grand nombre de feuilles ovales-allongées (étroites).

Il y a un hiatus important entre ces directions évolutives et non progression des formes, ce qui laisse penser que la différenciation S → R est apparue brusquement. Nous assimilerons ce phénomène à ce que GRANT (1971) appelle une spéciation quantique et qui est un des mécanismes de la micro-évolution.

2) *La dernière question qui se pose est : quel est (ou quels sont) les mécanismes qui permettent le maintien du polymorphisme ?*

— Au niveau infraspécifique.

La comparaison des groupes de plantes possédant ou ne possédant pas de système régulateur, et les barrières de reproduction, nous incitent à croire que le phénomène de rejet ou effet maternel, est la première barrière permettant l'isolement de la population — race. Il y aurait d'abord eu sensibilisation de la population d'une race donnée par intercroisement avec des individus d'une autre race entraînant une série de ratés. Le rejet « d'origine maternelle » se présente donc comme un système de triage, propre à faire l'économie de pertes éventuelles, et donc conservateur de l'équilibre d'une population — race.

— Au niveau spécifique.

D'après la définition même que nous avons utilisée pour l'espèce, la diversité de ces unités est maintenue par la présence de barrières sexuelles infranchissables.

En résumé, nous dirons que le complexe *P. urinaria* est très diversifié. Sa spéciation de type sympatrique au Viêt-Nam est très originale. On distingue actuellement 4 espèces (50 S, 100 S, 50 R, 100 R) morphologiquement distinctes et génétiquement isolées ainsi que 2 sous-espèces encore en voie de diversification dans la sous-section *Urinariae*.

*P. urinaria* subsp. *urinaria*, chez qui les mécanismes régulant la surface foliaire en fonction des caractéristiques climatiques sont très perfectionnés, possède un avantage colonisateur certain.

L'ensemble des phénomènes d'évolution par saut ou par transformations graduelles, la présence de barrières reproductrices d'intensité variable, le mode de reproduction de ces plantes ainsi que la sélection par le climat dans chaque portion de la niche écologique des génotypes les plus performants, permettent d'expliquer la structure du complexe *P. urinaria* tel qu'il se présente dans la nature.

L'étonnante diversité des morphotypes de ce complexe ainsi que les rapports génétiques qui existent entre eux font de cette plante un excellent matériel pour la compréhension des phénomènes de spéciation. En outre, au travers des divers types d'incompatibilité qui se manifestent entre populations, *P. urinaria* ouvre la voie d'une manière originale sur les possibilités d'analyse biochimique et génétique des différentes étapes de la morphogénèse des végétaux supérieurs.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AYALA, F. J., 1982. — *Biologie moléculaire et évolution*, Éd. Masson, 133 p., Paris.
- BANCILHON-ROSSIGNOL, L., ROSSIGNOL, M., HAÏCOUR, R. & MONNIAUX, G., 1978. — Rôle des facteurs climatiques sur la sélection naturelle de la structure des populations de *Phyllanthus urinaria* en Guyane française. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 125 : 457-477.
- BRIQUET, V., 1899. — *Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale au point de vue systématique*. In E. BURNAT : Flore des Alpes Maritimes, Vol. III, Genève et Bâle.
- BRIQUET, V., 1910. — *Prodrome de la flore corse*. Genève et Bâle.
- DE WET, J. M. J., 1971. — Polyploidy and evolution in plants. *Taxon* 20 (1) : 29-35.
- DOBZHANSKY, T., 1932. — *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York.
- DOBZHANSKY, T., 1970. — *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.
- FAVARGER, C., 1967. — Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev. Cambridge, Philos. Soc.* 42 : 163-206.
- GUINOCHET, M., 1973. — *Phytosociologie*, Éd. Masson, 227 p., Paris.
- GRANT, V., 1971. — *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York.
- HAÏCOUR, R., 1983. — La variabilité de la compatibilité génétique entre divers taxons de *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae) : Mise en évidence et perspectives ouvertes par son analyse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 130, *Lettres bot.* (3) : 207-226.

- HAÏCOUR, R., 1984. — Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae). 1. Étude du polymorphisme de l'entité *P. urinaria* et premier essai de classification. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia* 6 (1) : 63-74.
- HAÏCOUR, R. & MONTFORT, S., 1983. — Croisements entre diverses populations de *Phyllanthus urinaria* L. : hétérosis et barrières reproductives. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 130, *Lettres bot.* (1) : 43-55.
- HAÏCOUR, R., ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M., 1982. — La sélection naturelle des formes par le climat chez diverses populations africaines du *Phyllanthus urinaria* (Euphorbiaceae). *Candollea* 37 : 177-201.
- HAÏCOUR, R., ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL, M., 1984. — Transmission des caractères et barrières de reproduction entre différents taxons de *Phyllanthus urinaria* L. provenant du Viêt-Nam, d'Amérique du Sud et d'Afrique. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (sous presse).
- HIDEUX, M., 1977. — Traitement numérique des données palynologiques à des fins taxonomiques. *Grana* 16 : 85-97.
- HUBAC, J. M., 1972. — Relations entre les dimensions du pollen et le niveau de ploïdie dans le complexe du *Campanula rotundifolia* L. s.l. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 119 : 279-286.
- KÜPFER, P., 1981. — Les processus de différenciation des taxons orophiles en méditerranée occidentale. Actas III, Congr. Optima. *Annales. Jard. Bot. Madrid* 37 (2) : 321-337.
- LEVINS, R. & MAC ARTHUR, R., 1966. — The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogenous environment. *American naturalist* 100 : 585-589.
- LEWONTIN, R. C. & HUBBY, J. L., 1966. — A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II — Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudo-obscura*. *Genetics* 54 (2) : 595-609.
- LEWONTIN, R. C., 1974. — *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press, New York.
- MANTON, I., 1937. — The problem of *Biscutella laevigata* L. II *Ann. Bot. (London)*, n.s., 1 : 439-462.
- MAYR, F., 1963. — *Animal species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- MUELLER, J., 1863. — Euphorbiaceae. Vorläufige Mitteilungen aus dem für De Candolle's Prodrömus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 32 : 19.
- NOZERAN, R., BANCILHON-ROSSIGNOL, L. & HAÏCOUR, R., 1978. — Une espèce rudérale, pantropicale en cours de diversification, *Phyllanthus urinaria* L., Euphorbiaceae. *Rev. Gén. Bot.* 85 : 201-210.
- PETIT, C., 1951. — Le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. Fr. Belgique* 85 : 392-418.
- ROSSIGNOL L., ROSSIGNOL, M., HAÏCOUR, R. & PIQUEPAILLE, P., 1984. — Le phénotype moyen des unités systématiques de la sous-section « *Urinariae* » du genre *Phyllanthus*. Les formes adaptatives et la notion d'écotype. *Can. J. Bot.* 62 (sous presse).
- SELANDER, R. C., 1966. — In *Molecular evolution*, J. F. ALAYA (Ed.), Sinauer.
- SIMPSON, G. G., 1944. — *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- SIMPSON, G. G., 1961. — *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.
- VAN DER PLUM, A. & HIDEUX, M., 1977a. — Application d'une méthodologie quantitative à la Palynologie d'*Eryngium maritimum*. (Umbelliferae). *Plant. Syst. Evol.* 127 : 55-85.
- VAN DER PLUM, A. & HIDEUX, M., 1977b. — Numerical analysis study of pollen grain populations of *Eryngium maritimum* L. (Umbelliferae). *Review of palaeobotany and Palynology* 24 : 119-139.
- WHITE, M. J. D., 1978. — *Mode of Speciation*. W. H. Freeman.

**ANNEXES**

**RÉCAPITULATION DES PRINCIPAUX RÉSULTATS CONCERNANT LES CROISEMENTS EFFECTIVEMENT RÉALISÉS**

**TABEAU I : Renseignements concernant les diverses populations de *P. urinaria* utilisées lors des croisements. (R.D.V.N. = République démocratique du Viêt-Nam).**

	Sigles	Ornementation de la graine	Ornementation du fruit	Nombre chromosomique (2n)	Origine	
50 S	P <sub>4</sub>	"Spiralée"		50	Along (R.D.V.N.)	
	P <sub>8</sub>	1 fovéole importante en forme de croissant	fruits très écailleux (écailles nombreuses)	50	Hanoï (R.D.V.N.)	
	P <sub>5</sub>			50	Cuc Phuong (R.D.V.N.)	
	F <sub>11</sub>			50		
	P <sub>16</sub>			50		
100 S	P <sub>3</sub>			"Spiralée"	fruits peu écailleux à écailleux	100
	P <sub>4</sub> '	1 fovéole petite ronde	100			
	F <sub>12</sub>		100			
	P <sub>13</sub>		100			
	A et B		à écailles + espacées	100	Tam Dao (R.D.V.N.)	
	F <sub>7</sub>	100				
	P <sub>9</sub>	100				
	P <sub>10</sub>	100				
50 R <sub>2</sub>	P <sub>6</sub>	"Radiaire"	fruits lisses	50	Tam Dao (R.D.V.N.)	
	153	sans fovéole		50	Cuc Phuong (R.D.V.N.)	
	A et B	"Radiaire"	fruits rugueux mamelonné	50	Along (R.D.V.N.)	
	P <sub>2</sub>			50	Cuc Phuong (R.D.V.N.)	
	P <sub>11</sub> '			2 à 4 fovéoles		50
	P <sub>14</sub>			50		
	P <sub>15</sub>			50		
"Introduits"	55 A	"Radiaire"	fruits	50	Congo (Afrique)	
	53 B	2 à 4 fovéoles	fruits rugueux mamelonné	50	Vénézuéla (Amérique)	
	I: Iracoubo			50	Guyane (Amérique)	
100 R	P <sub>1</sub>	"Radiaire" sans fovéole	fruits écailleux (écailles charnues)	100	Hanoï (R.D.V.N.)	
	P <sub>16</sub> '	"Radiaire" sans fovéole	fruits rugueux mamelons saillants	100	Cuc Phuong (R.D.V.N.)	

ANNEXES 1 à 8.

Tableaux récapitulatifs des divers résultats obtenus à la suite des croisements effectivement réalisés soit à l'intérieur d'un groupe de taxons, soit entre 2 groupes de taxons différents. Chacune des cases correspond à un croisement donné :

— la valeur notée en haut à gauche correspond à la moyenne des maximums des taux de nouaison relevés pour chaque pied mis en expérience ;

— celle placée en haut à droite est une indication quantitative du nombre de fruits formés obtenus, en moyenne, sur 1 pied étudié :

0 : moins de 12 fruits/pied

+ : 20 fruits/pied

++ : 40 à 50 fruits/pied

+++ : plus de 50 fruits/pied

— l'indication centrale « Fruits tombent » veut dire que l'on a à faire à des fruits tombant tôt, bien avant maturité avec des graines mal formées et vides. « Fruits et Graines » correspondent au fait que l'on a récolté des fruits bien formés contenant des graines extérieurement normales.

Dans le bas de chaque case :

— le nombre inscrit à gauche correspond au % de graines germées par rapport au nombre de graines semées, extérieurement normales ;

— l'indication qui lui fait suite correspond au contenu des graines non germées (celles-ci ont été disséquées si elles n'avaient pas germé, après un séjour de 8 à 11 semaines sur papier filtre humide, en boîte de Pétri à  $26^{\circ}\text{C} \pm 1$ ).

A + E bloqués = graines extérieurement normales contenant un albumen et un embryon ne se développant pas ;

vides = graines non germées dont plus de 95 % sont dépourvues d'albumen et d'embryon.

ANNEXES 1' à 8'.

Tableaux récapitulatifs batis de la même façon que les précédents, mais indiquant si l'hybride a été ou n'a pas été obtenu et, dans l'affirmative (H), on trouvera quelques unes de ces caractéristiques.

L'absence d'hybride est indiquée par un zéro.

Une case sans aucune inscription veut dire, dans ces tableaux et les précédents, que le croisement n'a pas été réalisé.

↔  
Annexe 1-1' : 50 R × 50 R  
↔  
Annexe 2-2' : 50 R × 100 S  
50 R × 100 R  
50 R × 50 S

↔  
Annexe 5-5' : 100 S × 100 S  
↔  
Annexe 6 : 100 S × 50 R  
100 S × 100 R  
100 S × 50 S

↔  
Annexe 3-3' : 50 S × 50 S  
↔  
Annexe 4-4' : 50 S × 100 S  
50 S × 100 R  
50 S × 50 R

↔  
Annexe 7-7' : 100 R × 100 R  
↔  
Annexe 8-8' : 100 R × 50 R  
100 R × 100 R  
100 R × 50 S

## ANNEXE 1.

50 R x 50 R

♂/♀	TAM		DAO	ALONG	CUC	PHUONG	HANOI	CONGO	VENEZUELA
	P <sub>6</sub>	153 B		P <sub>2</sub>	P <sub>11'</sub>	P <sub>14</sub>	P <sub>15</sub>	55 A	53 B
P <sub>6</sub>	70 Fruits A F - Graines 95 A+E bloqués	++ Fruits Graines 95 vides	60 Fruits Graines 95 vides	++ Fruits Graines A+E vides 50 ou bloqués	++ Fruits Graines A+E vides 45 ou bloqués	++ Fruits Graines 70 vides	++ Fruits Graines 62 vides	++ Fruits Graines 10 vides	++ Fruits Graines 60 vides
153 B	65 Fruits Graines 98 vides	+ Fruits Graines 95 vides	70 Fruits A F - Graines 95 vides						+ Fruits Graines 0 vides
P <sub>2</sub>	40 Fruits Graines 10 A+E bloqués	0 Fruits Graines 60 vides	35 Fruits Graines 60 vides	0 Fruits A F-Graines A+E vides 85 ou bloqués	+ Fruits Graines A+E vides 80 ou bloqués		+ Fruits Graines 52 A+E bloqués	+ Fruits Graines A+E vides 56 ou bloqués	0 Fruits Graines 20 vides
P <sub>11'</sub>	30 Fruits Graines A+E vides 5 ou bloqués	0 Fruits Graines 50 vides	50 Fruits Graines 50 vides	++ Fruits Graines 67 A+E bloqués	++ Fruits A F - Graines 85 A+E bloqués	++ Fruits Graines 66 vides	++ Fruits Graines 88 vides	++ Fruits Graines A+E vides 47 ou bloqués	0 Fruits Graines A+E vides 60 ou bloqués
P <sub>14</sub>	50 Fruits Graines 10 vides	0 Fruits Graines A+E vides 40 ou bloqués	+ Fruits Graines A+E vides 40 ou bloqués	++ Fruits Graines 60 A+E bloqués	++ Fruits Graines 54 A+E bloqués	+ Fruits A F - Graines 90 vides	+ Fruits Graines 70 vides		++ Fruits Graines 70 vides
P <sub>15</sub>	60 Fruits Graines 9 vides			++ Fruits Graines A+E vides 70 ou bloqués			+ Fruits A F - Graines 46 A+E bloqués		
55 A	50 Fruits Graines A+E vides 50 ou bloqués	+ Fruits Graines A+E vides 60 ou bloqués	0 Fruits Graines A+E vides 60 ou bloqués	++ Fruits Graines 80 A+E bloqués	++ Fruits Graines A+E vides 45 ou bloqués			++ Fruits A F - Graines 57 A+E bloqués	+ Fruits Graines 60 vides
53 B	20 Fruits Graines A+E vides 0 ou bloqués			0 Fruits Graines 90 A+E bloqués				++ Fruits Graines A+E vides 45 ou bloqués	+ Fruits A F - Graines A+E vides 48 ou bloqués
Iracoubo (guyane)	60 Fruits Graines A+E vides 70 ou bloqués			+ Fruits Graines A+E vides 66 ou bloqués					+ Fruits Graines 70 vides

♂ \ ♀	P <sub>6</sub> pollen 4 S	153 B pollen 4 S	P <sub>2</sub> pollen 4 S	P <sub>11'</sub> pollen 4 S	P <sub>14</sub> pollen 4 S	P <sub>15</sub> pollen 4 S	55 A pollen 4 S	53 B pollen 4 S
P <sub>6</sub>	A F	pollen 4 S H normal	H bloqués (rosette)	H + rampant *	pollen 4 S H + rampant *	H + rampant *	pollen 4 S H rampant *	pollen 4 S H rampant *
135 B	H	A F						0
P <sub>2</sub>	H bloqués (rosette)	H bloqués) (rosette ou 1er ou 2è RPétalé)	A F	H		H	H	H
P <sub>11'</sub>	H(rare)* bloqué (2 cotylédons)	H F déjetée *	H	A F	H	H	H	H
P <sub>14</sub>	pollen 4 S H F déjetée 50 chromos. *	pollen 4 S H F déjetée *	H	H	A F	H		H
P <sub>15</sub>	H F déjetée *		H			A F		
55 A	pollen 4 S H F déjetée 50 chromos. *	pollen 4 S H F déjetée *	pollen 4 S H	H			A F	H
53 B	0		H				H	A F
Iracoubo (guyane)	H F déjetée *		H					H

\* \* \* hybride à effet d'hétérosis de plus en plus marqué.



## ANNEXE 2.

50 R x 100 S ou 100 R ou 50 S

♂/♀	TAM P <sub>6</sub> DAO	ALONG P <sub>2</sub>	CUC PHUONG		HANOI P <sub>15</sub>	CONGO 55 A	VENEZUELA 53 B	
			P <sub>11</sub>	P <sub>14</sub>				
100 S	P <sub>3</sub>	67 + Gros Fruits Graines 0 vides	13 0 Fruits tombent 0				43 + Gros Fruits Graines 0 vides	
	P <sub>4</sub>		12 0 Fruits tombent 0					
	P <sub>10</sub>	39 0 Gros Fruits Graines 0 vides					57 0 Gros Fruits Graines 0 vides	
100 R	P <sub>1</sub>	34 + Fruits Graines 0 vides	50 + Fruits Graines 0 vides	66 ++ Fruits Graines 0 vides		65 ++ Fruits Graines 0 vides	63 + Gros fruits Graines 0 vides	27 + Fruits Graines 0 vides
	P <sub>16</sub>	75 ++ Fruits Graines 0 vides	43 + Fruits Graines 0 vides	60 ++ Gros fruits Graines 0 vides	55 + Fruits 0 vides	58 ++ Fruits Graines 0 vides	70 ++ Gros fruits Graines 0 vides	80 ++ Gros fruits Graines 0 vides
50 S	P <sub>4</sub>	70 ++ Fruits Graines 70 A+E bloqués	50 0 Fruits tombent 0				43 + Fruits Graines 0 vides	73 ++ Gros Fruits Graines 0 vides
	P <sub>5</sub>		33 0 Fruits tombent 0					
	P <sub>11</sub>	66 ++ Fruits Graines A+E bloqués 90 ou vides	41 0 Fruits Graines A+E bloqués 0 ou vides	29 0 Fruits Graines 0 vides				
	P <sub>16</sub>	75 ++ Fruits Graines 80 A+E bloqués	40 + Fruits Graines A+E bloqués 0 ou vides	50 0 Fruits Graines 0 vides				

♂ / ♀		P <sub>6</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>11</sub> '	P <sub>14</sub>	P <sub>15</sub>	55 A	53 B
100 S	P <sub>3</sub>	0	0					0
	P <sub>4</sub> '		0					
	P <sub>10</sub>	0						0
100 R	P <sub>1</sub>	0	0	0		0	0	0
	P <sub>16</sub> '	0	0	0	0	0	0	0
50 S	P <sub>4</sub>	pollen déprimé H bloqué 2cotyl.+ 1 pl.port rampant, f.déjetée.50chrom.		0			0	0
	P <sub>5</sub>		0					
	P <sub>11</sub>	H bloqués à 2 cotyl.	pollen déprimé H (4S) (rares)		0			
	P <sub>16</sub>	H bloqués à 2 cotyl.	0	0				

ANNEXE 3.

5 0 S x 5 0 S

Cuc Phuong

♂ \ ♀	P <sub>4</sub> (Along)	P <sub>8</sub> (Hanoī)	P <sub>5</sub>	P <sub>11</sub>	P <sub>16</sub>
P <sub>4</sub>	57 Fruits + AF - Graines 80 A+E bloqués vides		60 Fruits ++ Graines 90 A+E bloqués	50 Fruits ++ Graines 70 A+E bloqués	40 Fruits + Graines 90 A+E bloqués
P <sub>8</sub>		52 Fruits + Graines A+E bloqués 76 vides	80 Fruits ++ Graines 65 A+E bloqués	60 Fruits ++ Graines 58 A+E bloqués	
P <sub>5</sub>		40 Fruits Graines A+E bloqués 67 vides	50 Fruits ++ AF - Graines A+E bloqués 85 vides	50 Fruits + Graines 60 A+E bloqués	40 Fruits + Graines 20 A+E bloqués
P <sub>11</sub>			75 Fruits ++ Graines 56 A+E bloqués	50 Fruits + AF - Graines 50 A+E bloqués	67 Fruits + Graines 60 A+E bloqués
P <sub>16</sub>			60 Fruits + Graines 30 A+E bloqués	50 Fruits Graines 90 A+E bloqués	60 Fruits ++ AF - Graines 80 A+E bloqués

ANNEXE 3'

50 S x 50 S

	P <sub>4</sub> pollen 4 S	P <sub>8</sub> pollen 4 S	P <sub>5</sub> pollen 4 S	P <sub>11</sub> pollen 4 S	P <sub>16</sub> pollen 4 S
P <sub>4</sub>	A F		H	H	H
P <sub>8</sub>		A F	H	H floraison = P <sub>8</sub>	
P <sub>5</sub>		H	A F	H floraison = P <sub>5</sub>	H floraison = P <sub>5</sub>
P <sub>11</sub>			H	A F	H
P <sub>16</sub>			H très florifère	H	A F

ANNEXE 4.

ANNEXE 4'.

50 S x 100 S ou 100 R ou 50 R

		Cuc Phuong P <sub>16</sub>		Along P <sub>4</sub>				pollen 4 S P <sub>16</sub>		pollen 4 S P <sub>4</sub>	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
100 S	P <sub>3</sub>	42	Fruits tombent	+							
		0									
100 S	P <sub>10</sub>	45	Fruits tombent	+							
		0									
100 R	P <sub>1</sub>	50	Fruits Graines vides	+	60	Fruits Graines vides	+	pollen déprimé *	H	pollen déprimé *	H
		70	A+E bloqués		67	A+E bloqués		75 chromosomes	75 chromosomes ?		
100 R	P <sub>16'</sub>	72	Fruits Graines vides	+	51	Fruits Graines vides	++	pollen déprimé *	H	pollen déprimé *	H
		80	A+E bloqués		53	A+E bloqués		75 chromosomes	75 chromosomes ?		
50 R	P <sub>6</sub>	50	Fruits Graines	+	53	Fruits Graines	0		H		H
		90	A+E bloqués		60	ou vides A+E bloqués		bloqués 2 cotyl.	bloqués 2 cotyl.		
50 R	P <sub>2</sub>				30	Fruits tombent	0				0
					0						
50 R	55 <sub>A</sub>				50	Fruits Graines	0				0
					0	vides					
50 R	53 <sub>B</sub>				45	Fruits Graines	0				0
					0	vides					

## ANNEXE 5.

100 S x 100 S

	Along			Along P <sub>13</sub>		Tam Dao			Hanoi
♀	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub> '	P <sub>12</sub>	P <sub>13</sub> (A)	P <sub>13</sub> (B)	P <sub>7</sub>	P <sub>9</sub>	P <sub>10</sub>	P <sub>8</sub> '
P <sub>3</sub>	60 ++ Fruits A F - Graines 97 A+E bloqués	100 +++ Fruits Graines 17 A+E bloqués	60 + Fruits Graines 80 A+E bloqués	80 ++ Fruits Graines 60 A+E bloqués	67 +++ Fruits Graines 60 A+E bloqués	60 +++ Fruits Graines 94 vides	50 ++ Fruits Graines 73 A+E bloqués	40 ++ Fruits Graines A+E vides 80 ou bloqués	40 ++ Fruits Graines 55 A+E bloqués
P <sub>4</sub> '	40 + Fruits Graines 5 A+E bloqués	50 + Fruits A F - Graines 80 A+E bloqués	75 ++ Fruits A+E vides 90 ou bloqués	50 ++ Fruits Graines A+E vides 80 ou bloqués	67 ++ Fruits Graines 90 vides	60 ++ Fruits Graines 94 vides	58 ++ Fruits Graines A+E vides 78 ou bloqués	50 ++ Fruits Graines 72 A+E bloqués	
P <sub>12</sub>	71 ++ Fruits Graines 10 A+E bloqués	67 ++ Fruits Graines 44 A+E bloqués	75 ++ Fruits A F - Graines 80 A+E bloqués	87 +++ Fruits Graines A+E vides 75 ou bloqués		75 ++ Fruits Graines 50 A+E bloqués	60 + Fruits Graines A+E vides 78 ou bloqués	60 + Fruits Graines 88 vides	
P <sub>13</sub> (A)	33 ++ Fruits Graines A+E vides 74 ou bloqués	88 +++ Fruits Graines 15 A+E bloqués	42 + Fruits Graines 90 A+E bloqués	67 ++ Fruits A F - Graines 70 A+E bloqués	70 ++ Fruits Graines 80 A+E bloqués		50 ++ Fruits Graines A+E vides 64 ou bloqués	50 ++ Fruits Graines A+E vides 86 ou bloqués	
P <sub>7</sub>	50 ++ Fruits Graines 50 A+E bloqués	78 +++ Fruits Graines 42 A+E bloqués	40 + Fruits Graines 50 A+E bloqués	55 ++ Fruits Graines 90 vides	50 ++ Fruits Graines A+E vides 90 ou bloqués	80 +++ Fruits A F - Graines A+E vides 89 ou bloqués	50 +++ Fruits Graines A+E vides 55 ou bloqués	50 +++ Fruits Graines A+E vides 72 ou bloqués	
P <sub>9</sub>	75 +++ Fruits Graines A+E vides 50 ou bloqués	50 + Fruits Graines 80 A+E bloqués	40 + Fruits Graines A+E vides 58 ou bloqués	50 + Fruits Graines A+E vides 90 ou bloqués	50 ++ Fruits Graines 95 vides	60 ++ Fruits Graines 88 A+E bloqués	60 ++ Fruits A F - Graines 95 vides	50 + Fruits Graines 80 vides	
P <sub>10</sub>	60 ++ Fruits Graines A+E vides 30 ou bloqués	85 +++ Fruits Graines 40 A+E bloqués	40 + Fruits Graines 95 vides	75 + Fruits Graines 95 A+E bloqués	67 Fruits Graines 95 A+E bloqués	100 +++ Fruits Graines 92 vides	40 ++ Fruits Graines 75 A+E bloqués	60 ++ Fruits A F - Graines 90 vides	60 +++ Fruits Graines 50 A+E bloqués
P <sub>8</sub> '	80 ++ Fruits Graines 38 A+E bloqués							71 +++ Fruits Graines A+E vides 56 ou bloqués	63 +++ Fruits A F - Graines 60 A+E bloqués

ANNEXE 5'.

100 S x 100 S

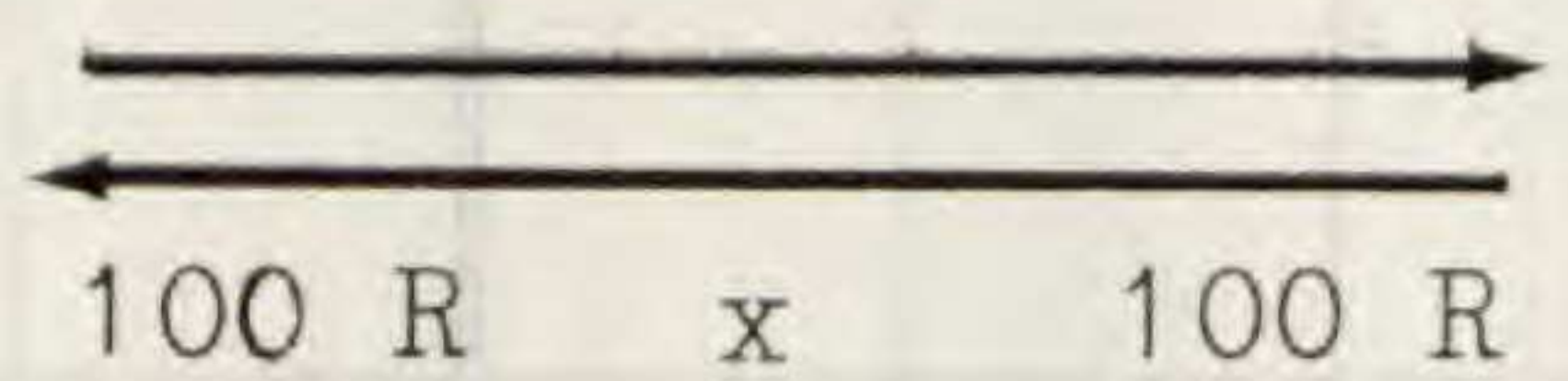
♀ ♂	P <sub>3</sub> pollen 5 S	P <sub>4</sub> ' pollen 5 S	P <sub>12</sub> pollen 5 S	P <sub>13</sub> (A) pollen 5 S	P <sub>13</sub> (B) pollen 5 S	P <sub>7</sub> pollen 5 S	P <sub>9</sub> pollen 5 S	P <sub>10</sub>	P <sub>8</sub> ' pollen 5 S
P <sub>3</sub>	A F	H	H	H	H	H	H	H	H
P <sub>4</sub> '	H	A F	H	H	H	H	H	H	
P <sub>12</sub>	H	H	A F	H		H	H	H	
P <sub>13</sub> (A)	H	H	H	A F	H A F		H	H	
P <sub>7</sub>	H	H	H	H	H	A F	H	H	
P <sub>9</sub>	H	H	H	H	H	H	A F	H	
P <sub>10</sub>	H	H	H	H	H	H	H	A F	H
P <sub>8</sub> '	H							H	A F

ANNEXE 6.		ALONG				100 S ♀ x 50 R ou 100 R ou 50 S		TAM DAO	
♂	♀	P <sub>3</sub>	F <sub>4</sub> '	P <sub>12</sub>	P <sub>13</sub>		P <sub>9</sub>	P <sub>10</sub>	
					P <sub>13</sub> A	P <sub>13</sub> B			
50 R	P <sub>6</sub>	60 + Fruits petits tombent 0	15 0 Fruits petits tombent 0				30 0 Fruits tombent 0		
	153 B								
	P <sub>2</sub>	10 0 Fruits petits tombent 0					13 0 Fruits petits tombent 0		
	P <sub>11</sub> '	12 0 Fruits petits tombent 0							
	P <sub>14</sub>							11 0 Fruits très petits tombent 0	
	P <sub>15</sub>								
	55 A Congo	40 + Fruits petits tombent 0					18 0 Fruits très petits tombent 0	30 0 Fruits petits tombent 0	
	55 B	36 0 Fruits petits tombent 0					10 0 Fruits très petits tombent 0	10 0 Fruits petits tombent 0	
	Iracoubo						12 0 Fruits très petits tombent 0		
	100 R	P <sub>16</sub> '	50 0 Gros fruits Graines vides		40 0 Fruits Graines vides		25 0 Fruits Graines vides	47 + Gros fruits Graines	9 0 Fruits Graines vides
P <sub>1</sub>		50 + Fruits Graines vides		20 0 Fruits Graines vides	12 0 Fruits tombent	18 0 Fruits Graines vides	10 0 Fruits petits tombent	25 0 Gros fruits Graines vides	
P <sub>4</sub>		10 0 Fruits Graines vides							
P <sub>8</sub>		12 0 Fruits Graines vides							
50 S	P <sub>11</sub>	15 0 Petits fruits tombent 0							
	P <sub>16</sub>					13 0 Fruits Graines vides			

Pas de tableau 6' car aucun hybride n'a été obtenu lors de ces types de croisements.



ANNEXE 7.



ANNEXE 7'.

♀ ♂	HANOI P <sub>1</sub>	CUC PHUONG P <sub>16</sub> '
P <sub>1</sub>	50 Fruits A F - Graines 90% vides	60 Fruits Graines vides 88 A+E bloqués
P <sub>16</sub> '	58 Fruits Graines vides 95 A+E bloqués	65 Fruits A F - Graines vides 50 A+E bloqués

♀ ♂	pollen 5 S P <sub>1</sub>	pollen 5 S P <sub>16</sub> '
P <sub>1</sub>	A F	H beau pollen 5 S
P <sub>16</sub> '	H beau pollen 5 S	A F

ANNEXE 8.

100 R x 50 R ou 100 S ou 50 S

ANNEXE 8'.

♂/♀		HANOI P <sub>1</sub>		CUC PHUONG P <sub>16'</sub>		♂/♀		P <sub>1</sub>		P <sub>16'</sub>	
50 R	P <sub>6</sub>	20	Fruits tombent	0	8	Fruits	0	P <sub>6</sub>	0	0	
		0			0	Graines vides					
	P <sub>2</sub>	9	Fruits tombent	0	10	Fruits tombent	0	P <sub>2</sub>	0	0	
		0			0						
	P <sub>11'</sub>	40	Fruits tombent	+	30	Fruits Graines vides	0	P <sub>11'</sub>	0	0	
		0			0						
	P <sub>14</sub>					35	Fruits - Graines A+E bloqués ou vides	0	P <sub>14</sub>	0	0
100 S	P <sub>15</sub>	30	Fruits Graines vides	0	40	Fruits tombent	0	P <sub>15</sub>	0	0	
		0			0						
	55A	38	Fruits tombent	0	50	Fruits tombent	0	55A	0	0	
		0			0						
	53B	47	Fruits tombent	0	48	Fruits tombent	+	53B	0	0	
		0			0						
	P <sub>3</sub>	40	Fruits Graines vides	0	50	Fruits Graines Vides	+	P <sub>3</sub>	0	0	
50 S	P <sub>12</sub>	20	Fruits Graines vides	0	37	Fruits Graines vides	0	P <sub>12</sub>	0	0	
		0			0						
	P <sub>13</sub>	43	Fruits Graines vides	+	60	Fruits Graines vides	0	P <sub>13</sub>	0	0	
		0			0						
	P <sub>8'</sub>	32	Fruits Graines vides	0	59	Fruits Graines vides	++	P <sub>8'</sub>	0	0	
		0			0						
	P <sub>4</sub>	38	Fruits - Graines A+E bloqués ou vides	0				P <sub>4</sub>	pollen déprimé H*		
50 S		5						75 chromosomes ?			
	P <sub>11</sub>	31	Fruits Graines vides	0	65	Fruits Graines A+E bloqués	++	P <sub>11</sub>	0	pollen déprimé H*	75 chromosomes
		0			51						
P <sub>16</sub>	10	Gros fruits Graines	0				P <sub>16</sub>	pollen déprimé H*			
	60	A+E bloqués						75 chromosomes			

**REMERCIEMENTS :** Je veux exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur NOZERAN qui a suscité et dirigé ce travail en me faisant constamment bénéficier de ses conseils avisés.

Je remercie très vivement Monsieur et Madame ROSSIGNOL qui ont été d'excellents guides tout au long de cette étude et avec lesquels il m'a été très agréable de travailler.

Je suis reconnaissant à Madame et Messieurs les Professeurs CATESSON, COMBES, FAVARGER, MANGENOT, VIGIER ainsi qu'à mes collègues Messieurs DUCREUX, FAVRE, HENRY, RAQUIN, SIHACHAKR, SIMONET et SOMDA de leurs précieuses remarques.

Cette étude constitue l'article principal d'une thèse qui est l'aboutissement d'un travail auquel ont participé Madame MANGENOT pour les dénombrements chromosomiques, Madame ROCHE pour la microscopie à balayage, Madame DEFOUG pour l'illustration, Madame NEVEU pour la dactylographie des publications, Monsieur FROGER pour toute la partie photographique, Monsieur BRIANE pour la taxonomie numérique, Monsieur PIQUEPAILLE qui m'a notablement aidé pour la partie statistique.

Enfin mes remerciements s'adressent particulièrement à Mesdames SERVAES et PORTIGLIATTI pour l'excellente aide technique qu'elles m'ont dispensée sans compter.

*Summary : ...*  
*Resumen : ...*

*Les genres ...*

*Abstract : ...*

*... de la ...*

*... La ...*

*... de ...*